



云南锦斑蛾成虫触角、喙管和跗节感器超微结构

李根层, 赵昱杰, 李嘉莉, 鲁国艳, 刘乃勇*

(西南林业大学, 云南省森林灾害预警与控制重点实验室, 昆明 650224)

摘要:【目的】本研究旨在明确云南锦斑蛾 *Achelura yunnanensis* 雌雄成虫触角、喙管和跗节等主要化感器官上的感器种类和差异, 为后续该虫化学感受相关的研究奠定基础。【方法】采用光学显微镜和扫描电镜, 观察了云南锦斑蛾雌雄成虫触角、喙管和跗节的形态特征及其感器的类型和超微结构。【结果】云南锦斑蛾雌雄成虫触角上有 7 类 17 种感器, 包括 5 种锥形感器 (sensilla basiconica, SB)、3 种毛形感器 (sensilla trichodea, ST)、3 种刺形感器 (sensilla chaetica, SCH)、2 种 Böhm 氏鬃毛 (Böhm bristles, BB)、2 种腔锥形感器 (sensilla coeloconica, SCO)、1 种耳形感器 (sensilla auricillica, SAU) 和 1 种鳞形感器 (sensilla squamiformia, SSQ), 其中 Böhm 氏鬃毛 I 型仅分布在雄虫触角上, 毛形感器 II 型和 III 型以及腔锥形感器 I 型在长度上具有性二型现象。雌雄成虫喙管上有 2 类 5 种感器, 包括 4 种锥形感器和 1 种刺形感器, 其中锥形感器 III 型仅在雌虫喙管上有分布。此外, 雌雄成虫跗节上有 5 类 13 种感器, 包括 4 种毛形感器、4 种锥形感器、2 种鳞形感器、2 种 Böhm 氏鬃毛和 1 种刺形感器, 其中毛形感器 I 型仅分布在雌虫跗节上, 锥形感器 I 型和 III 型仅在雄虫跗节上有分布, 锥形感器 IV 型和 Böhm 氏鬃毛 I 型在长度上具有性二型现象。【结论】云南锦斑蛾雌雄虫触角上有 17 种感器, 喙管上有 5 种感器, 跗节上有 13 种感器, 部分感器在种类、长度或数量上具有性二型现象。

关键词: 云南锦斑蛾; 化感器官; 触角; 喙管; 跗节; 感器; 形态特征; 超微结构

中图分类号: Q965 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2020)11-1385-14

Ultrastructure of sensilla on the antennae, proboscis and tarsi of adult *Achelura yunnanensis* (Lepidoptera: Zygaenidae)

LI Gen-Ceng, ZHAO Yu-Jie, LI Jia-Li, LU Guo-Yan, LIU Nai-Yong* (Key Laboratory of Forest Disaster Warning and Control of Yunnan Province, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

Abstract: 【Aim】 This study aims to ascertain the types and differences of sensilla on the main chemosensory organs, including the antennae, proboscis and tarsi, of female and male adults of *Achelura yunnanensis*, so as to lay a basis for further studies associated with chemosensory reception of this moth. 【Methods】 The morphological characteristics of the antennae, proboscis and tarsi of female and male adults of *A. yunnanensis* and the types and ultrastructure of sensilla on them were observed under light microscopy and scanning electron microscopy. 【Results】 Seventeen subtypes of seven types of sensilla were identified on female and male antennae of *A. yunnanensis* adults, including five sensilla basiconica (SB), three sensilla trichodea (ST), three sensilla chaetica (SCH), two Böhm bristles (BB), two sensilla coeloconica (SCO), one sensilla auricillica (SAU) and one sensilla squamiformia (SSQ).

基金项目: 西南林业大学科研启动基金项目“云南锦斑蛾化感器官感器鉴定及功能研究”; 云南省高层次人才支持计划“青年拔尖人才”专项 (YNWR-QNBj-2019-057)

作者简介: 李根层, 男, 1994 年 7 月生, 云南省腾冲人, 硕士研究生, 研究方向为昆虫化学生态, E-mail: 1846238287@qq.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: naiyong_2013@163.com

收稿日期 Received: 2020-03-19; 接受日期 Accepted: 2020-04-27

Among them, BB-I is present only on male antennae, and ST-II, ST-III and SCO-I show sexual dimorphism in length. Five subtypes of two types of sensilla were identified on female and male proboscises, including four SB and one SCH. Of these sensilla, SB-III is distributed only on female proboscis. In addition, 13 subtypes of five types of sensilla were found on female and male tarsi, including four ST, four SB, two SSQ, two BB and one SCH. Notably, ST-I is present only on female tarsi, while SB-II and SB-III are present only on male tarsi. The lengths of SB-IV and BB-I on female and male tarsi show sexual dimorphism. 【Conclusion】 There are 17, 5 and 13 subtypes of sensilla on the antennae, proboscis and tarsi of female and male adults of *A. yunnanensis*, respectively. Some of these sensilla exhibit sexual dimorphism in the type, length or number.

Key words: *Achelura yunnanensis*; chemosensory organ; antenna; proboscis; tarsus; sensillum; morphological characteristics; ultrastructure

自然状态下,昆虫时刻接收着来自外界环境中寄主或非寄主植物、配偶、天敌等释放的各种化学信号(植物挥发物和信息素),进而完成寄主搜寻和定位、两性交配、敌害避免等重要生命活动(Altner and Loftus, 1985; Lopes *et al.*, 2005)。昆虫对外界化学信号的捕捉和识别主要由嗅觉和味觉系统完成,通过触角、喙管、跗节等主要化感器官表面着生的具有多孔结构的化学感受器,外界环境中的气味分子从感受器上的微孔进入并激活嗅觉或味觉感受神经元,从而将化学信号转换为电信号(Leal, 2013)。根据化学感受器的着生方式、形态特征和功能,鳞翅目(Lepidoptera)昆虫的感受器可划分为毛形感器(sensilla trichodea)、刺形感器(sensilla chaetica)、锥形感器(sensilla basiconica)、鳞形感器(sensilla squamiformia)、腔锥形感器(sensilla coeloconica)、Böhm氏鬃毛(Böhm bristles)、栓锥形感器(sensilla styloconica)、耳形感器(sensilla auriculica)、板形感器(sensilla placodea)等(Schneider, 1964; 马瑞燕和杜家纬, 2000; 杨慧等, 2008b)。

鳞翅目是昆虫纲第二大目,包括蛾类和蝶类,触角、喙管和跗节是其主要的化感器官,负责感受和识别外界环境中的各种气味分子(Heppner, 2008)。触角是鳞翅目昆虫的主要嗅觉信号分子处理器,其表面着生有不同类型的感器,负责识别植物挥发物、性信息素、二氧化碳(carbon dioxide, CO₂)等气味分子(Hansson and Stensmyr, 2011)。此外,鳞翅目有喙亚目成虫还具有喙管,是其味觉信号分子的处理器(Krenn, 2010);类似地,跗节也具有味觉功能(Calas *et al.*, 2009)。与触角相比,喙管和跗节表面着生的感器种类和数量相对较少。唐丽萍等(2016)在竹斑蛾 *Artona funeralis* 触角上鉴定到刺形感器、毛形感器、芽形感器、栓锥形感器和腔锥形感

器,其中芽形感器仅分布在雌蛾触角上。茶尺蠖 *Ectropis obliqua* 触角上共有 8 类 16 种亚型的感器,而跗节上仅有 3 类 5 种亚型的感器(Ma *et al.*, 2016)。王娜等(2012)和薛爽(2014)研究了夜蛾亚科(Noctuidae)的 5 种昆虫和金翅夜蛾亚科(Plusiinae)的 24 种昆虫的喙管,发现前者喙管上有刺形感器、锥形感器和栓锥形感器;后者喙管上具有刺形感器、锥形感器、栓锥形感器和腔锥形感器。类似地,关于触角、喙管和跗节感器的研究在夜蛾科(Noctuidae)(刘金香等, 2009; Zenker *et al.*, 2011; Xue and Hua, 2014; Chang *et al.*, 2015)、卷叶蛾科(Tortricidae)(Walters *et al.*, 1998; 杨慧等, 2008a)、麦蛾科(Gelechiidae)(Bawin *et al.*, 2017; 徐伟等, 2019)、斑蛾科(Zygaenidae)(Liu *et al.*, 2018)等蛾类昆虫中也有报道。

云南锦斑蛾 *Achelura yunnanensis* 隶属于鳞翅目斑蛾科锦斑蛾属 *Achelura*, 分布于我国西南部至印度等区域;其幼虫主要危害樱属 *Cerasus*, 李属 *Prunus*, 球花石楠 *Photinia glomerata* 和酸木瓜 *Chaenomeles sinensis* 等多种蔷薇科(Rosaceae)植物,严重时可将整株树木叶片全部吃光,造成园林景观破碎化。目前,关于云南锦斑蛾的研究仅限于其形态特征、生物学特性等报道(黄圣卓等, 2013; 荣昌鹤等, 2016; 田茂寻等, 2018),其化学感受器及化学通讯方面的研究尚属空白。鉴于触角、喙管和跗节等主要化感器官在昆虫化学通讯中的重要性,本研究采用光学显微镜和扫描电镜等技术研究了云南锦斑蛾雌雄成虫触角、喙管和足跗节的形态特征及其感器种类、数量和超微结构,并比较了雌雄虫间感器的差异。研究结果有助于明确云南锦斑蛾成虫化学感受的分子机制,同时也为深入研究云南锦斑蛾成虫的觅偶、避敌、产卵、取食等行为机制奠定基础,

最终可为其绿色防控技术的研发提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

云南锦斑蛾采自云南省昆明市区球花石楠植物上(25°02'11"N, 102°42'31"E,海拔 1 891 m)。野外采集云南锦斑蛾的幼虫或蛹,带回实验室置于饲养箱内(饲养条件:温度 26 ± 1℃,相对湿度 60% ± 5%,自然光周期),蒙上纱布并盖上带有小孔的盖子进行饲养。待成虫羽化后,将雌雄成虫分开饲养,并喂以 10% 的蜂蜜水。

1.2 成虫及其化感器官的外观形态观察

收集羽化后第 4 天的云南锦斑蛾雌雄成虫及其触角、喙管和跗节,用于雌雄虫外部形态特征观察。首先,将成虫在泡沫板上固定整姿并制作针插标本,放置于室内自然干燥,用照相机进行拍照。其次,取下成虫的触角、喙管和跗节,将其置于 75% 的乙醇溶液中,用 SG9200HE 超声波清洗器洗涤 3 次,每次 3 min,除去组织表面粘附物。然后,待样品完全干燥后,用 SteREO Discovery V20 体视显微镜对触角、喙管和跗节进行观察和拍照。

1.3 触角、喙管和跗节上的感器鉴定

取羽化后第 4 天的云南锦斑蛾雌雄成虫各 5 头,每头成虫分别剪下 1 根触角、1 根喙管和 1 只前、中、后足跗节,用于雌雄虫感器种类鉴定。首先,将取下的触角、喙管和跗节浸入 75% 的乙醇溶液中,采用超声波清洗器洗涤除去组织表面粘附物。而后,用 100% 乙醇脱水 5 min,取出放在无菌操作台内风干。接着,将完全干燥后的雌雄虫触角、喙管和跗节分别用导电胶固定在样品台上,用日立 E-1010 型号的离子溅射仪进行镀金。最后,在日立 S-3000N 扫描电镜下进行观察和拍照,加速电压为 15 kV 或 20 kV。

触角、喙管和跗节感器的鉴定和命名主要参照 Schneider (1964), Faucheux (2013) 和 Calas 等 (2009) 的方法,根据扫描电镜图片对每种感器进行鉴定。

1.4 数据处理与分析

采用 ImageJ 软件(NIH, Bethesda, MD, 美国)测量每种感器的长度。如果某种感器在雌雄虫化感器官上均有分布,则雌雄虫触角上各测量至少 4 根;如果某种感器仅在雌虫或雄虫触角上分布,则测量至少 8 根以上。采用 IBM SPSS Statistics 20 软件计

算每组数据的平均值和标准误,并以 *t* 检验对雌雄触角同种感器的长度进行差异显著性分析。

2 结果

2.1 成虫及其化感器官的形态特征

2.1.1 成虫及其触角的形态特征:云南锦斑蛾雌雄成虫虫体呈黑灰色,头为黑色,复眼大;翅薄,近透明,雄虫翅面颜色较雌虫深,翅面有两条红色斑纹,分别位于前翅基部及近基部 1/3 处(图 1: A, B)。成虫触角为双栉齿状,黑色,由柄节、梗节和鞭节组成,长度上从大到小依次为:鞭节、梗节、柄节。雌雄虫触角柄节和梗节各 1 节,鞭节雄虫共 104 节,雌虫共 83 节,雌雄虫鞭节上均具有许多侧枝(图 1: C)。

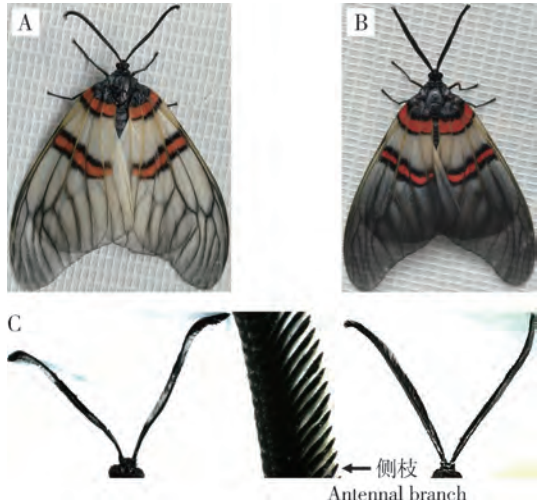


图 1 云南锦斑蛾雌(A)雄(B)成虫及触角(C)
Fig. 1 Female (A) and male (B) adults of *Achelura yunnanensis* and their antennae (C)
C 图中左为雌虫触角,右为雄虫触角。In Fig. C, the female antennae are in the left, while the male antennae are in the right.

2.1.2 喙管的形态特征:云南锦斑蛾雌雄成虫喙管不用时呈螺旋状,盘缩卷曲在头部下方,从基部至顶端逐渐变细(图 2: A, B)。扫描电镜结果表明,云南锦斑蛾雌雄成虫的口器为虹吸式,下颚的外颚叶极度延长,左右 2 个外颚叶通过背连接片和腹连接片连锁,形成喙管;雌雄成虫喙管在大小和形状上无明显差异,整体表面较为粗糙,密布表皮突起物(图 2: B, C)。

2.1.3 跗节的形态特征:云南锦斑蛾雌雄成虫跗节均为 5 节,其中第 1 跗节较长;第 2 与第 3 跗节几乎等长,但均短于第 1 跗节;第 4 跗节短小,端部稍膨大;第 5 跗节小,心形,基部具 2 个侧爪,侧爪构造简单,无附齿(图 3: A, B)。



图2 云南锦斑蛾成虫的喙管

Fig. 2 Proboscis of *Achelura yunnanensis* adults

A: 喙管的形态图 Morphology of proboscis; B: 喙管的扫描电镜图 Scanning electron micrograph of proboscis; C: 背连接片、腹连接片和表皮突起物 Dorsal galeal linkage (DGL), ventral galeal linkage (VGL) and cuticular process (CP).

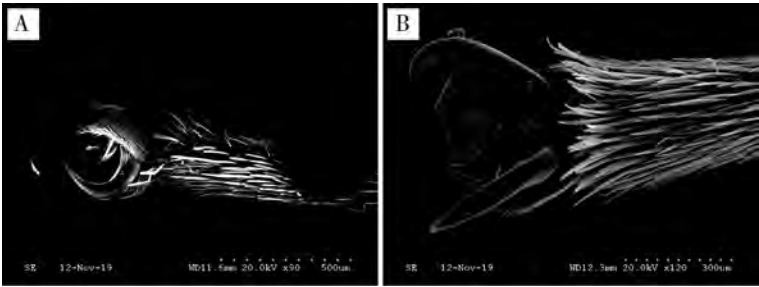


图3 云南锦斑蛾成虫跗节

Fig. 3 Tarsus of *Achelura yunnanensis* adults

A: 跗节侧面观 Lateral view of tarsus; B: 跗节正面观 Dorsal view of tarsus.

2.2 成虫触角的感器类型

通过扫描电镜观察,发现云南锦斑蛾雌雄成虫触角上共有 7 类 17 种感器,包括毛形感器(3 种)、锥形感器(5 种)、刺形感器(3 种)、Böhm 氏鬃毛(2 种)、耳形感器(1 种)、腔锥形感器(2 种)和鳞形感器(1 种),其中毛形感器、锥形感器、刺形感器、Böhm 氏鬃毛和腔锥形感器均存在不同亚型。

2.2.1 毛形感器(sensilla trichodea, ST):毛形感器是大部分蛾类昆虫触角表面分布最广、数量最多的感器,呈毛发状,感器表面具倒“V”字形纵脊,具有机械和化学感受双重功能(Schneider, 1964; 马瑞燕和杜家纬, 2000; 杨慧等, 2008b; Zhang *et al.*, 2013)。毛形感器是云南锦斑蛾雌雄成虫触角表面数量最多的感器,根据其外部形状和大小可将其分为 3 种亚型。

毛形感器 I 型(ST-I):雌虫感器长 $49.32 \pm 0.88 \mu\text{m}$,雄虫感器长 $39.96 \pm 0.31 \mu\text{m}$,雌虫感器长度显著大于雄虫($P < 0.05$);直立或微斜立于触角表面,基部稍膨大,向端部逐渐变细,端部尖细,感器整根弯曲;广泛分布于触角各节(图 4: A; 表 1)。

毛形感器 II 型(ST-II):雌虫感器长 $35.55 \pm 5.36 \mu\text{m}$,雄虫感器长 $79.87 \pm 3.48 \mu\text{m}$,雄虫感器长度显著

大于雌虫($P < 0.05$);着生于基窝中,紧贴触角表面或夹角小于 30° ,由基部向端部逐渐变细,端部尖细,感器基部弯曲,表面具有纵纹(图 4: B; 表 1)。

毛形感器 III 型(ST-III):雌虫感器长 $41.92 \pm 0.31 \mu\text{m}$,雄虫感器长 $94.92 \pm 7.61 \mu\text{m}$,雄虫感器长度显著大于雌虫($P < 0.05$);着生于突出的基窝中,细长,由基部向端部逐渐变细,端部弯曲,收缩不明显(图 4: C; 表 1)。

2.2.2 锥形感器(sensilla basiconica, SB):一般具有圆台形或圆锥状隆起的底座,中央着生形状不同的小锥状感器,主要负责昆虫对寄主或非寄主植物气味的感受和识别(Schneider, 1964; 马瑞燕和杜家纬, 2000; 杨慧等, 2008b)。云南锦斑蛾雌雄成虫触角表面共有 5 种亚型的锥形感器,数量仅次于毛形感器。

锥形感器 I 型(SB-I):雌雄虫感器分别长 14.25 ± 0.68 和 $17.09 \pm 1.65 \mu\text{m}$;深陷于较宽的基窝内,表面光滑,基部稍宽扁,端部钝圆,整根弯曲呈“C”形或稍弯曲(图 4: D, E; 表 1)。

锥形感器 II 型(SB-II):雌雄虫感器分别长 14.65 ± 0.25 和 $17.09 \pm 1.65 \mu\text{m}$;斜生于基窝内,与触角表面夹角小于 30° ,基部微粗且隆起,小锥状感

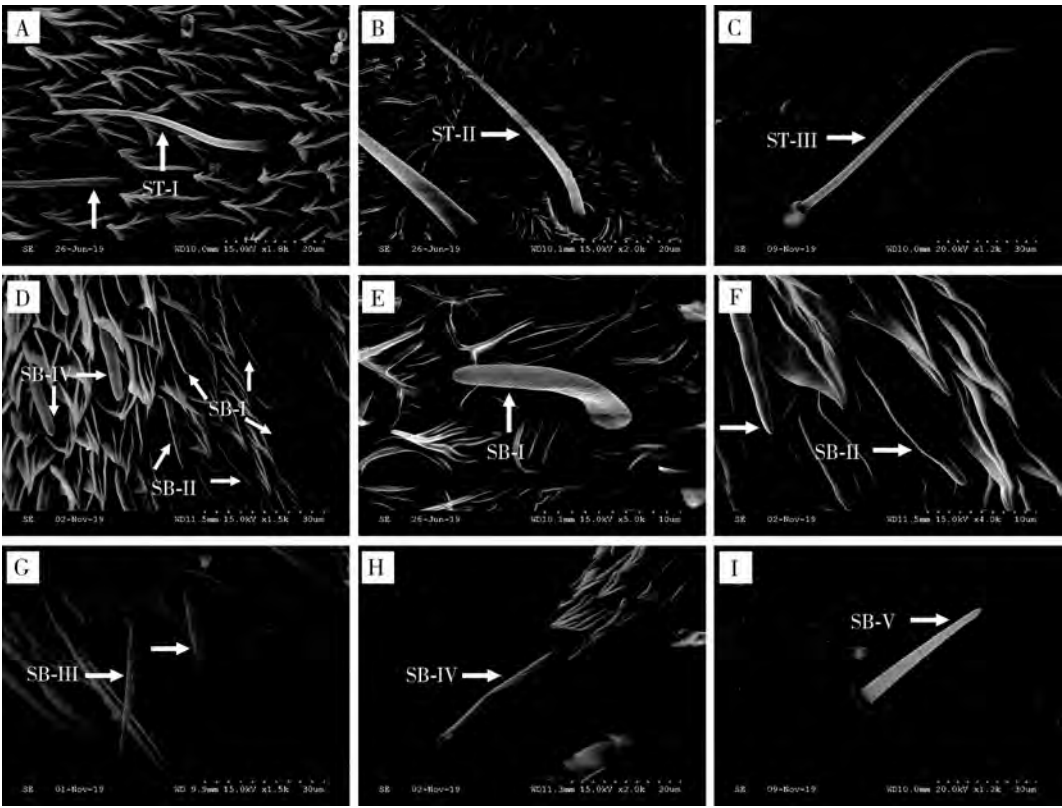


图 4 云南锦斑蛾成虫触角毛形感器和锥形感器的类型及形态

Fig. 4 Types and morphology of sensilla trichodea and sensilla basiconica on the antennae of *Achelura yunnanensis* adults
A: 毛形感器 I 型 Sensilla trichodea I (ST-I); B: 毛形感器 II 型 Sensilla trichodea II (ST-II); C: 毛形感器 III 型 Sensilla trichodea III (ST-III); D: 锥形感器 I 型和 II 型 Sensilla basiconica I (SB-I) and II (SB-II); E: 锥形感器 I 型 SB-I; F: 锥形感器 II 型 SB-II; G: 锥形感器 III 型 Sensilla basiconica III (SB-III); H: 锥形感器 IV 型 Sensilla basiconica IV (SB-IV); I: 锥形感器 V 型 Sensilla basiconica V (SB-V).

器比 SB-I 细,端部钝圆(图 4: D, F; 表 1)。

锥形感器 III 型 (SB-III): 雌雄虫感器分别长 29.25 ± 2.05 和 $24.39 \pm 5.46 \mu\text{m}$;着生于凹陷的基窝中,底座圆台形,表面光滑,端部较 SB-I 和 SB-II 尖细且稍分为两支;零星分布于触角柄节与梗节,数量稀少(图 4: G; 表 1)。

锥形感器 IV 型 (SB-IV): 雌雄虫感器分别长 24.88 ± 0.63 和 $30.13 \pm 1.10 \mu\text{m}$;底座不明显,表面光滑,端部较 SB-III 钝;大量分布于鞭节附枝深陷的基窝中(图 4: H;表 1)。

锥形感器 V 型 (SB-V): 雌雄虫感器分别长 37.58 ± 1.44 和 $48.67 \pm 1.09 \mu\text{m}$;着生于深陷、狭窄的圆台形基窝内,表面光滑,由基部向端部逐渐变细,端部尖(图 4: I; 表 1)。

2.2.3 刺形感器 (sensilla chaetica, SCH): 刺状或镰刀状,顶端较尖,基部钝圆,有臼状窝,表面有明显的条纹;不同亚型间长度变异较大,分布于触角鞭节的背面、腹面和侧面,具有感受机械刺激、化学刺激和温湿度的功能(马瑞燕和杜家纬, 2000; 杨慧等,

2008b)。云南锦斑蛾雌雄成虫触角上分布有 3 种亚型的刺形感器。

刺形感器 I 型 (SCH-I): 雌雄虫感器分别长 34.17 ± 0.59 和 $26.41 \pm 7.65 \mu\text{m}$;刚毛状,着生于浅窝内,基部粗壮,端部收缩明显且尖锐,表面具有明显纵纹;分布于触角柄节及梗节(图 5: A; 表 1)。

刺形感器 II 型 (SCH-II): 雌雄虫感器分别长 30.54 ± 0.78 和 $32.52 \pm 0.75 \mu\text{m}$;着生于臼状窝,基部向端部逐渐变细,端部尖细锐利且向触角端部方向弯曲;分布于触角柄节及梗节(图 5: B; 表 1)。

刺形感器 III 型 (SCH-III): 雌雄虫感器分别长 47.56 ± 1.88 和 $38.36 \pm 1.05 \mu\text{m}$, 差异显著 ($P < 0.05$);刚直粗壮,基部向端部逐渐变尖,表面有明显的纵纹;分布于触角鞭节背面及附枝(图 5: C; 表 1)。

2.2.4 Böhm 氏鬃毛 (Böhm bristles, BB): 表面光滑,似芽形,末端尖而弯曲,具有机械感受功能 (Schneider, 1964; Merivee *et al.*, 2002)。云南锦斑蛾雌雄成虫触角上有 2 种亚型的 Böhm 氏鬃毛,主要分布于雌雄成虫触角柄节的基部,数量较少。

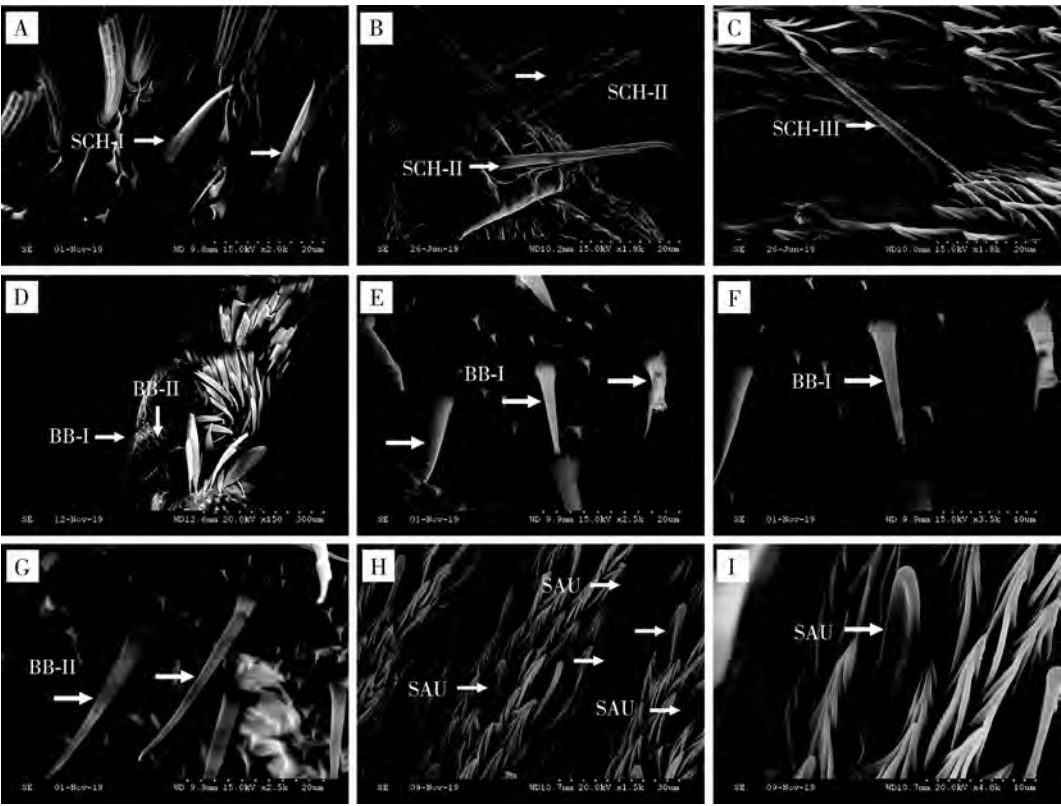


图5 云南锦斑蛾成虫触角刺形感器、Böhm氏鬃毛和耳形感器的类型及形态
Fig. 5 Types and morphology of sensilla chaetica, Böhm bristles and sensilla auricillica on the antennae of *Achelura yunnanensis* adults

A: 刺形感器 I 型 Sensilla chaetica I (SCH-I); B: 刺形感器 II 型 Sensilla chaetica II (SCH-II); C: 刺形感器 III 型 Sensilla chaetica III (SCH-III); D: Böhm 氏鬃毛 I 型和 II 型 Böhm bristles I (BB-I) and II (BB-II); E, F: Böhm 氏鬃毛 I 型 BB-I; G: Böhm 氏鬃毛 II 型 BB-II; H, I: 耳形感器 Sensilla auricillica (SAU).

Böhm 氏鬃毛 I 型 (BB-I): 该种感器仅在雄虫触角上有分布, 感器长 $11.18 \pm 0.69 \mu\text{m}$; 直立于触角表面, 表面光滑, 由基部向端部逐渐变细, 端部收缩明显 (图 5: D, E, F; 表 1)。

Böhm 氏鬃毛 II 型 (BB-II): 雌雄虫感器分别长 21.20 ± 2.08 和 $22.48 \pm 2.86 \mu\text{m}$; 直立或微斜立于触角表面, 表面光滑, 基部稍膨大, 向端部逐渐变细, 端部尖细锐利, 微微弯曲 (图 5: D, G; 表 1)。

2.2.5 耳形感器 (sensilla auricillica, SAU): 外形类似禾本科植物卷心叶片状, 具有耳状凹槽, 可能具有接受声波及探测植物气味的作用 (杨慧等, 2008b; Roh *et al.*, 2016)。云南锦斑蛾雌雄成虫触角上仅有 1 种耳形感器, 分别长 19.42 ± 7.01 和 $19.85 \pm 0.25 \mu\text{m}$; 大量着生于触角附枝基窝中, 与触角表面夹角小, 近乎平行, 表面内陷呈耳形, 端部钝圆 (图 5: H, I; 表 1)。

2.2.6 鳞形感器 (sensilla squamiformia, SSQ): 形状类似剑鞘, 表面结构与普通鳞片相似, 但比一般鳞

片狭且端部较尖, 基部有臼状窝, 表面具有纵脊 (杨慧等, 2008b)。云南锦斑蛾雌雄成虫触角表面仅有 1 种鳞形感器, 分别长 97.16 ± 4.75 和 $94.43 \pm 0.69 \mu\text{m}$; 纵纹明显, 且每两条纵纹间具横纹, 两者形成网状结构, 分布于除附枝外的整根触角 (图 6: A, B; 表 1)。

2.2.7 腔锥形感器 (sensilla coeloconica, SCO): 触角表皮下陷形成的浅圆形腔, 中央着生感觉锥, 具有感受水蒸气、二氧化碳、湿度变化、植物气味等作用 (den Otter and Thomas, 1979; Altner and Prillinger, 1980)。云南锦斑蛾雌雄成虫触角表面有 2 种亚型的腔锥形感器, 且雌虫触角的腔锥形感器数量多于雄虫。在长度上, 两者均表现为雄虫显著大于雌虫 ($P < 0.05$) (表 1)。

腔锥形感器 I 型 (SCO-I): 雌雄虫感器分别长 3.51 ± 0.16 和 $7.84 \pm 0.27 \mu\text{m}$; 着生于浅圆形腔中, 感觉锥小, 乳突状, 顶端收缩明显、钝圆, 表面具纵纹, 有孔 (图 6: C; 表 1)。

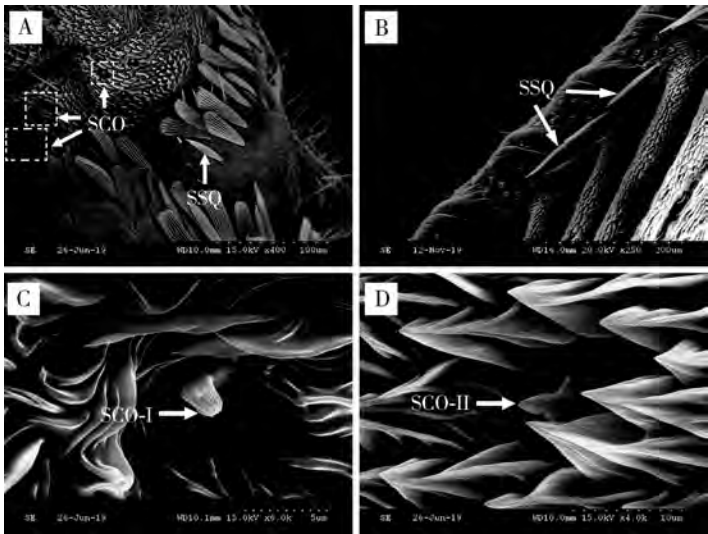


图 6 云南锦斑蛾成虫触角鳞形感器和腔锥形感器的类型及形态

Fig. 6 Types and morphology of sensilla squamiformia and sensilla coeloconica on the antennae of *Achelura yunnanensis* adults
A: 鳞形感器和腔锥形感器 Sensilla squamiformia (SSQ) and sensilla coeloconica (SCO); B: 鳞形感器 SSQ; C: 腔锥形感器 I 型 Sensilla coeloconica I (SCO-I); D: 腔锥形感器 II 型 Sensilla coeloconica II (SCO-II).

表 1 云南锦斑蛾不同性别成虫触角不同类型感器的长度

Table 1 Lengths of various sensilla on the antennae of <i>Achelura yunnanensis</i> adults of different sexes							
感器类型	亚型	成虫性别	长度(μm)	感器类型	亚型	成虫性别	长度(μm)
Sensilla type	Subtype	Adult sex	Length	Sensilla type	Subtype	Adult sex	Length
ST	ST-I	♀	49.32 ± 0.88 a	SCH	SCH-I	♀	34.17 ± 0.59 a
		♂	39.96 ± 0.31 b			♂	26.41 ± 7.65 a
	ST-II	♀	35.55 ± 5.36 b		SCH-II	♀	30.54 ± 0.78 a
		♂	79.87 ± 3.48 a			♂	32.52 ± 0.75 a
	ST-III	♀	41.92 ± 0.31 b		SCH-III	♀	47.56 ± 1.88 a
		♂	94.92 ± 7.61 a			♂	38.36 ± 1.05 b
SB	SB-I	♀	14.25 ± 0.68 a	BB	BB-I	♀	—
		♂	17.09 ± 1.65 a			♂	11.18 ± 0.69
	SB-II	♀	14.65 ± 0.25 a		BB-II	♀	21.20 ± 2.08 a
		♂	18.06 ± 0.17 a			♂	22.48 ± 2.86 a
	SB-III	♀	29.25 ± 2.05 a	SAU		♀	19.42 ± 7.01 a
		♂	24.39 ± 5.46 a			♂	19.85 ± 0.25 a
	SB-IV	♀	24.88 ± 0.63 a	SCO	SCO-I	♀	3.51 ± 0.16 b
		♂	30.13 ± 1.10 a			♂	7.84 ± 0.27 a
	SB-V	♀	37.58 ± 1.44 a		SCO-II	♀	4.78 ± 0.78 b
		♂	48.67 ± 1.09 a			♂	7.67 ± 0.24 a
SSQ		♀	97.16 ± 4.75 a				
		♂	94.43 ± 0.69 a				

ST: 毛形感器 Sensilla trichodea; SB: 锥形感器 Sensilla basiconica; SSQ: 鳞形感器 Sensilla squamiformia; SAU: 耳形感器 Sensilla auricillica; SCH: 刺形感器 Sensilla chaetica; BB: Böhm 氏鬃毛 Böhm bristles; SCO: 腔锥形感器 Sensilla coeloconica; —: 无该类型感器 Specific sensilla were not identified. 表中数据为平均值 ± 标准误; 同列数据后同不同小写字母表示同一亚型或类型感器长度在雌雄间差异显著 ($P < 0.05$, t 检验)。Data in the table represent mean ± SE. Different small letters following the data in the same column indicate significant difference in the length of the same sensilla subtype or type ($P < 0.05$, t -test). 表 2 和 3 同 The same for Tables 2 and 3.

腔锥形感器 II 型 (SCO-II): 雌雄虫感器分别长 4.78 ± 0.78 和 $7.67 \pm 0.24 \mu\text{m}$; 着生于浅圆形腔中, 基部膨大, 感觉锥小, 凿状, 端部稍尖, 表面具纵纹, 有孔 (图 6: D; 表 1)。

2.3 成虫喙管感器类型

通过扫描电镜观察,发现云南锦斑蛾雌雄成虫喙管上共有 2 类 5 种感器,包括锥形感器(4 种)和刺形感器(1 种),其中锥形感器存在不同亚型。

2.3.1 锥形感器 I 型(SB-I):雌雄虫感器分别长 5.61 ± 0.89 和 $3.15 \pm 0.36 \mu\text{m}$;基窝圆台形,较短,直立,端部钝圆,外壁光滑(图 7: A, B, C, D; 表 2)。

锥形感器 II 型(SB-II):雌雄虫感器分别长 10.70 ± 1.46 和 $14.04 \pm 0.59 \mu\text{m}$;着生于圆柱形基窝内,较 SB-I 长,表面光滑,端部较 SB-I 尖(图 7: A, B, C, E; 表 2)。

锥形感器 III 型(SB-III):该种感器仅在雌虫触

角上有分布,感器长 $18.83 \pm 0.12 \mu\text{m}$;深陷于狭窄的圆台形基窝内,基部粗,端部尖细锐利,表面光滑;分布在雌虫喙管顶端(图 7: F; 表 2)。

锥形感器 IV 型(SB-IV):雌雄虫感器分别长 25.45 ± 1.38 和 $26.42 \pm 1.94 \mu\text{m}$;着生于深陷、宽阔的圆台形基窝内,小锥状感受器尖锐,表面光滑,尖端稍稍弯曲(图 7: A, G; 表 2)。

2.3.2 刺形感器(SCH):雌雄虫感器分别长 37.43 ± 4.31 和 $33.27 \pm 1.44 \mu\text{m}$;尖刺状,斜立于喙管表面,表面具纵纹,由端部向基部逐渐变细,端部尖锐;分布于喙管正面和侧面、数量少(图 7: A, H, I; 表 2)。

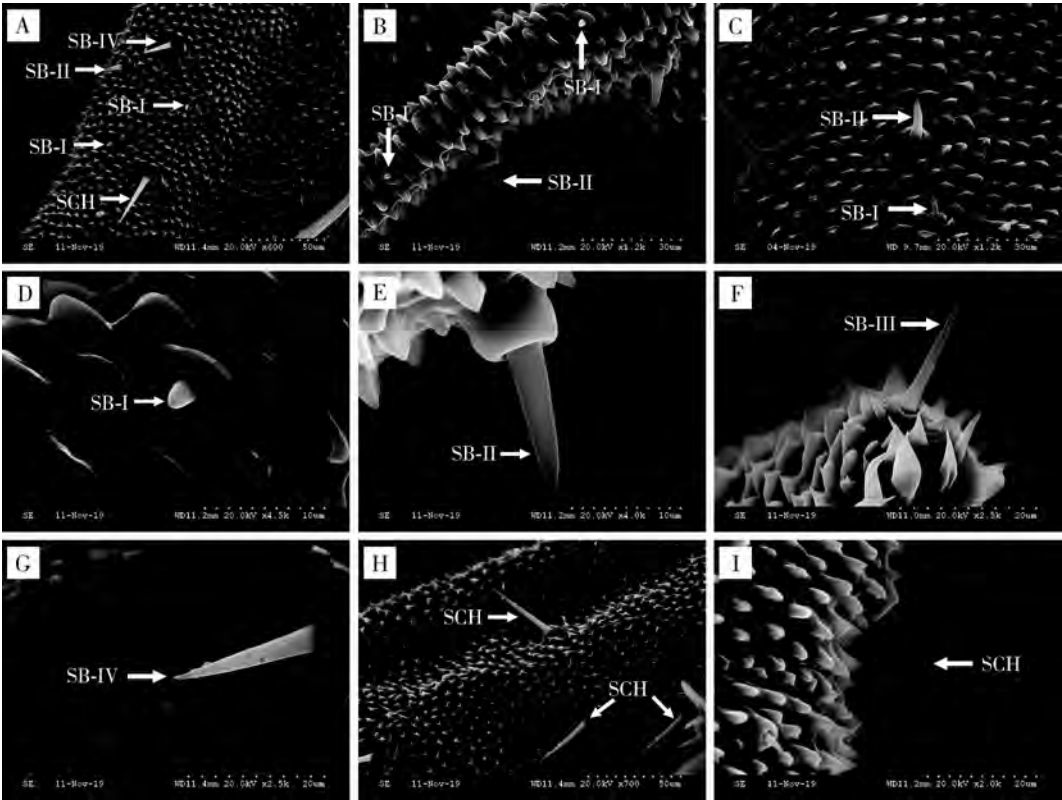


图 7 云南锦斑蛾成虫喙管锥形感器和刺形感器的类型及形态

Fig. 7 Types and morphology of sensilla basiconica and sensilla chaetica on the proboscis of *Achelura yunnanensis* adults
A: 锥形感器 I 型、II 型、IV 型和刺形感器 Sensilla basiconica I (SB-I), II (SB-II), IV (SB-IV) and sensilla chaetica (SCH); B, C: 锥形感器 I 型和 II 型 SB-I 和 SB-II; D: 锥形感器 I 型 SB-I; E: 锥形感器 II 型 SB-II; F: 锥形感器 III 型 Sensilla basiconica III (SB-III); G: 锥形感器 IV 型 SB-IV; H, I: 刺形感器 Sensilla chaetica (SCH)。

2.4 成虫跗节感器类型

通过扫描电镜观察,发现云南锦斑蛾雌雄成虫跗节上共有 5 类 13 种感器,包括毛形感器(4 种)、鳞形感器(2 种)、锥形感器(4 种)、刺形感器(1 种)和 Böhm 氏鬃毛(2 种),其中毛形感器、鳞形感器、锥形感器和 Böhm 氏鬃毛具有不同亚型。

2.4.1 毛形感器 I 型(ST-I):该种感器仅在雌虫触

角上有分布,感器长 $59.45 \pm 4.60 \mu\text{m}$;斜生于跗节表面的基窝内,与跗节表面夹角小于 30° ,稍稍弯曲,端部较尖(图 8: A; 表 3)。

毛形感器 II 型(ST-II):雌雄虫感器分别长 66.05 ± 0.18 和 $59.25 \pm 2.57 \mu\text{m}$;着生于深陷的基窝中,与跗节表面夹角在 $60^\circ \sim 90^\circ$ 之间,基部较粗,整根弯曲,端部尖细;分布于两侧爪间(图 8: B, C;

表 2 云南锦斑蛾不同性别成虫喙管不同类型感器的长度
Table 2 Lengths of various sensilla on the proboscis of *Achelura yunnanensis* adults of different sexes

感器类型 Sensilla type	亚型 Subtype	成虫性别 Adult sex	长度(μm) Length
SB	SB-I	♀	5.61 ± 0.89 a
		♂	3.15 ± 0.36 a
	SB-II	♀	10.70 ± 1.46 a
		♂	14.04 ± 0.59 a
	SB-III	♀	18.83 ± 0.12
		♂	—
	SB-IV	♀	25.45 ± 1.38 a
		♂	26.42 ± 1.94 a
SCH		♀	37.43 ± 4.31 a
		♂	33.27 ± 1.44 a

表 3)。

毛形感器 III 型 (ST-III)：雌雄虫感器分别长 74.03 ± 2.83 和 97.48 ± 0.71 μm，雄虫感器长度显著大于雌虫 ($P < 0.05$)；着生于跗节表面的凹窝内，细长，微微弯曲或不弯曲，端部较尖(图 8：D；表 3)。

毛形感器 IV 型 (ST-IV)：雌雄虫感器分别长 63.51 ± 6.31 和 112.41 ± 3.32 μm，雄虫感器长度显

著大于雌虫 ($P < 0.05$)；毛发状，与跗节表面呈一定夹角，着生于跗节表面的凹窝内，细长，明显弯曲，表面具纵纹(图 8：E，F；表 3)。

2.4.2 鳞形感器 I 型 (SSQ-I)：雌雄虫感器分别长 83.34 ± 4.09 和 105.76 ± 4.36 μm；着生于臼状窝内，整体圆锥，表面纵纹明显，端部钝圆(图 8：G，H；表 3)。

鳞形感器 II 型 (SSQ-II)：雌雄虫感器分别长 111.22 ± 5.69 和 105.76 ± 4.36 μm；着生于臼状窝内，整体剑鞘状，表面纵纹明显，端部钝宽，与触角中 SSQ 相似(图 8：G，I；表 3)。

2.4.3 锥形感器 I 型 (SB-I)：该种感器仅在雄虫触角上有分布，感器长 30.59 ± 6.22 μm；直立着生于圆台形基窝内，表面光滑，尖端分为两个分支，且两个分支较尖细(图 9：A，B，C；表 3)。

锥形感器 II 型 (SB-II)：雌雄虫感器分别长 44.97 ± 2.73 和 26.48 ± 2.05 μm，雌虫感器长度显著大于雄虫 ($P < 0.05$)；直立着生于圆台形基窝内，呈钉状，表面光滑，尖端收缩明显且分为两个分支，但分支无 SB-I 明显(图 9：A；表 3)。

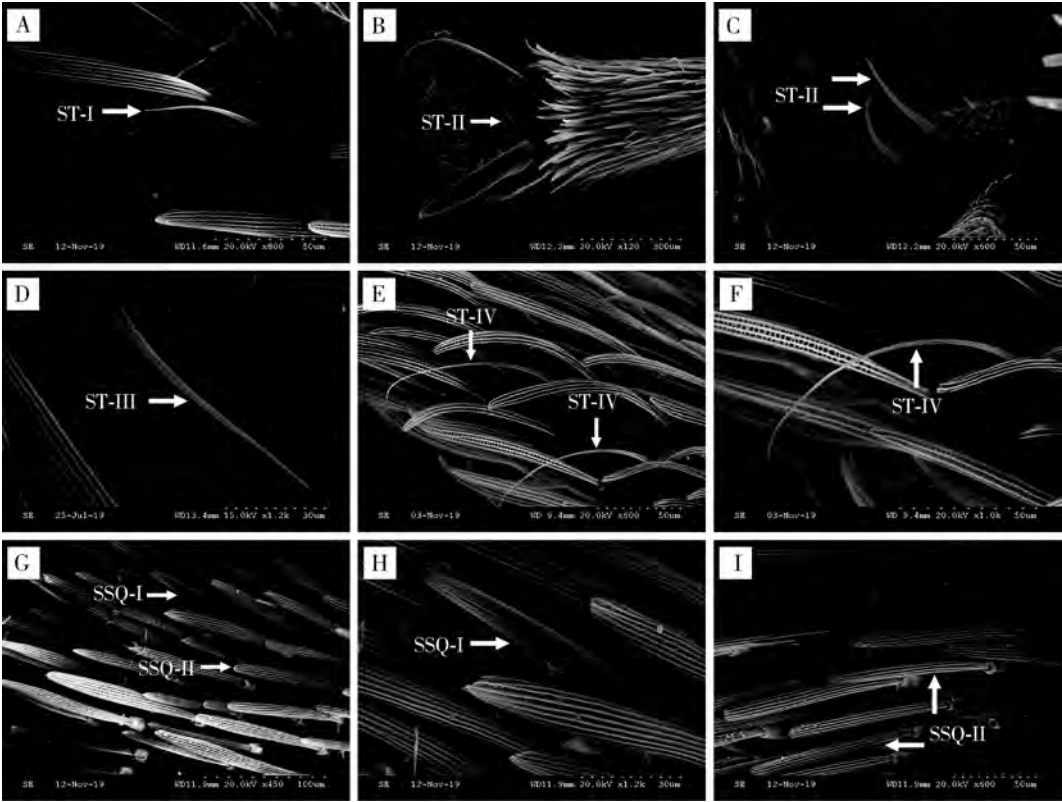


图 8 云南锦斑蛾成虫跗节毛形感器和鳞形感器的类型及形态
Fig. 8 Types and morphology of sensilla trichodea and sensilla squamiformia on the tarsi of *Achelura yunnanensis* adults
A：毛形感器 I 型 Sensilla trichodea I (ST-I)；B，C：毛形感器 II 型 Sensilla trichodea II (ST-II)；D：毛形感器 III 型 Sensilla trichodea III (ST-III)；E，F：毛形感器 IV 型 Sensilla trichodea IV (ST-IV)；G：鳞形感器 I 型和 II 型 Sensilla squamiformia I (SSQ-I) and II (SSQ-II)；H：鳞形感器 I 型 SSQ-I；I：鳞形感器 II 型 SSQ-II。

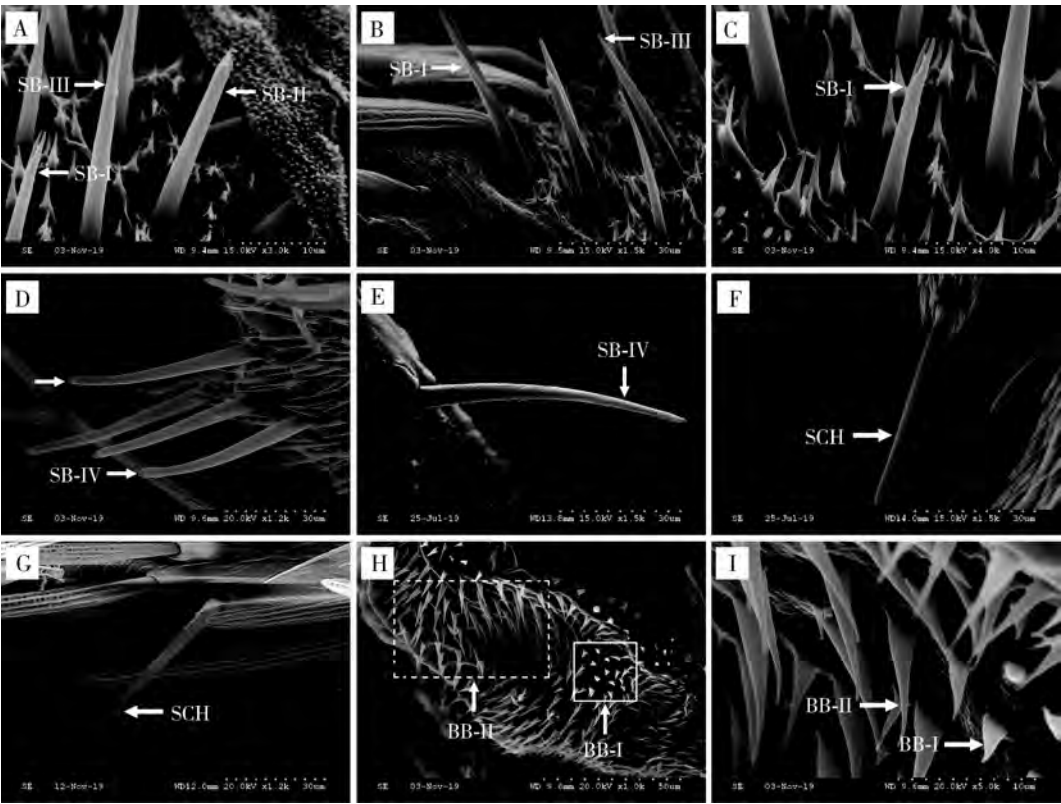


图 9 云南锦斑蛾成虫跗节锥形感器、刺形感器和 Böhm 氏鬃毛的形态及类型

Fig. 9 Morphology and types of sensilla basiconica, sensilla chaetica and Böhm bristles on the tarsi of *Achelura yunnanensis* adults A: 锥形感器 I 型、II 型和 III 型 Sensilla basiconica I (SB-I), II (SB-II) and III (SB-III); B: 锥形感器 I 型和 III 型 SB-I and SB-III; C: 锥形感器 I 型 SB-I; D, E: 锥形感器 IV 型 Sensilla basiconica IV (SB-IV); F, G: 刺形感器 Sensilla chaetica (SCH); H, I: Böhm 氏鬃毛 I 型和 II 型 Böhm bristles I (BB-I) and II (BB-II).

表 3 云南锦斑蛾不同性别成虫跗节不同类型感器的长度

Table 3 Lengths of various sensilla on the tarsi of *Achelura yunnanensis* adults of different sexes

感器类型	亚型	成虫性别	长度(μm)	感器类型	亚型	成虫性别	长度(μm)
Sensilla type	Subtype	Adult sex	Length	Sensilla type	Subtype	Adult sex	Length
ST	ST-I	♀	59.45 ±4. 60	SB	SB-I	♀	—
		♂	—			♂	30.59 ±6. 22
	ST-II	♀	66.05 ±0. 18 a		SB-II	♀	44.97 ±2. 73 a
		♂	59.25 ±2. 57 a			♂	26.48 ±2. 05 b
	ST-III	♀	74.03 ±2. 83 b		SB-III	♀	—
		♂	97.48 ±0. 71 a			♂	41.69 ±3. 08
	ST-IV	♀	63.51 ±6. 31 b		SB-IV	♀	45.64 ±2. 06 a
		♂	112.41 ±3. 32 a			♂	57.61 ±0. 74 a
SSQ	SSQ-I	♀	83.34 ±4. 09 a	BB	BB-I	♀	5.76 ±0. 35 a
		♂	105.76 ±4. 36 a			♂	3.11 ±0. 07 b
	SSQ-II	♀	111.22 ±5. 69 a		BB-II	♀	17.74 ±0. 16 a
		♂	105.76 ±4. 36 a			♂	11.26 ±0. 09 b
SCH		♀	63.94 ±3. 66 a				
		♂	65.82 ±9. 53 a				

锥形感器 III 型 (SB-III): 该种感器仅在雄虫触角上有分布, 感器长 $41.69 \pm 3.08 \mu\text{m}$; 直立或斜立于圆台形基窝内, 表面光滑, 较 SB-I 和 SB-II 长, 尖

端迅速缢缩成尖刺状 (图 9: A, B; 表 3)。

锥形感器 IV 型 (SB-IV): 雌雄虫感器分别长 45.64 ± 2.06 和 $57.61 \pm 0.74 \mu\text{m}$; 着生于圆台形基

窝内,表面光滑,微微弯曲,顶端稍钝(图9: D, E; 表3)。

2.4.4 刺形感器(SCH):雌雄虫感器分别长 63.94 ± 3.66 和 $65.82 \pm 9.53 \mu\text{m}$;刚直着生于跗节表面的基窝内,由基部向端部逐渐变细,稍弯曲,顶端尖(图9: F, G; 表3)。

2.4.5 Böhm 氏鬃毛 I 型(BB-I):雌雄虫感器分别长 5.76 ± 0.35 和 $3.11 \pm 0.07 \mu\text{m}$,雌虫感器长度显著大于雄虫($P < 0.05$);芽状,表面光滑,基部粗壮,顶端收缩明显,尖而稍弯曲(图9: H, I; 表3)。

Böhm 氏鬃毛 II 型(BB-II):雌雄虫感器分别长 17.74 ± 0.16 和 $11.26 \pm 0.09 \mu\text{m}$,雌虫感器长度显著大于雄虫($P < 0.05$);斜生于跗节表面,表面光滑,基部较粗,端部尖细,较 BB-I 长(图9: H, I; 表3)。

2.5 雌雄成虫触角、喙管和跗节感器的差异

通过比较云南锦斑蛾雌雄虫化感器官的感器,发现成虫触角上的感器种类和数量均多于喙管和跗节上的(表1, 2 和 3)。在触角上,雄虫触角 ST 的数量多于雌虫;BB-I 仅在雄虫触角上有分布;大部分同种亚型感器的平均长度为雄虫长于雌虫,其中雄虫 ST-II, ST-III 和 SCO-I 的长度是雌虫的两倍余(表1)。在喙管上,SB-III 型仅在雌虫触角上有分布,雌雄成虫喙管上同种亚型的感器平均长度近似相等(表2)。此外,跗节上毛形感器和锥形感器在种类上具有性二型现象,其中 SB-I 和 SB-III 仅在雄虫跗节上有分布,而 ST-I 仅分布于雌虫跗节;长度上,雄虫跗节的 ST-IV 约为雌虫的 2 倍,而雌虫跗节的 BB-I 约为雄虫的 2 倍。

3 讨论

云南锦斑蛾是为害球花石楠、樱花树、红叶李、酸木瓜等蔷薇科园林植物的重要食叶害虫。近年来,云南锦斑蛾在我国西南地区持续发生危害,严重时常将整株植物的顶端叶片全部吃光,严重影响城市园林景观。因此,亟待研发绿色环保且有效的害虫防治措施。目前,针对该种害虫仅限于其形态特征和生活史(田茂寻等, 2018)、幼虫空间分布型(荣昌鹤等, 2015)、幼虫体表分泌物及活性测定(Owada *et al.*, 1999; 黄圣卓等, 2013)、幼虫杀虫剂抗性(荣昌鹤等, 2016)等方面的报道。本研究采用光学显微镜和扫描电镜技术,对云南锦斑蛾雌雄成虫触角、喙管和足跗节的形态特征及其感器种类、数量和超微结构进行了观察,并比较了雌雄虫间感器

的差异,研究结果对于明确云南锦斑蛾化学感受机制,以及开发以化学通讯为基础的绿色防控技术具有重要指导意义。

研究发现,云南锦斑蛾成虫触角上具有 7 类 17 种感器,而喙管和跗节上分别为 2 类 5 种和 5 类 13 种,少于触角上的感器种类。考虑到蛾类昆虫主要用喙管吮吸花蜜、露水或果汁获取营养物质(Krenn, 2010),食物相对单一,因此感器种类最少。跗节在更多的时候需要接触到寄主或非寄主植物表面以及产卵引诱剂或驱避剂等(Calas *et al.*, 2009),其感器种类较喙管多;而触角是云南锦斑蛾的主要嗅觉器官,需要感受外界环境中寄主或非寄主植物释放的挥发物、配偶产生的性信息素、天敌产生的气味、 CO_2 等各种气味分子(Hansson and Stensmyr, 2011),可能需要更多不同类型的感器参与感受和识别不同类型的化合物。

在云南锦斑蛾触角上,感器种类数量多于同科的竹斑蛾(5 类)(唐丽萍等, 2016)和朱红毛斑蛾 *Phauda flammans*(6 类)(Liu *et al.*, 2018),以及非斑蛾科的草地螟 *Loxostege sticticalis*(5 类)(尹姣等, 2004)和栎黄枯叶蛾 *Trabala vishnou gigantina*(5 类)(靳泽荣等, 2016),但是少于松癭小卷蛾 *Cydia zebeana*(8 类)(杨慧等, 2008a)、茶尺蠖(8 类)(Ma *et al.*, 2016)和杨背麦蛾 *Anacampsis populella*(8 类)(徐伟等, 2019)。与竹斑蛾相比,云南锦斑蛾触角上缺少芽形感器和栓锥形感器,但是新鉴定到锥形感器、耳形感器、鳞形感器和 Böhm 氏鬃毛(唐丽萍等, 2016);而相比于朱红毛斑蛾,云南锦斑蛾触角上缺少栓锥形感器,但是多耳形感器和鳞形感器(Liu *et al.*, 2018),说明斑蛾科不同种间感器类型存在一定差异,从某种程度上可能反映了不同斑蛾科昆虫生境及寄主植物的差异性。与触角不同,鳞翅目蛾类昆虫喙管和跗节的感器研究相对较少,而在斑蛾科昆虫中仍未见报道。研究表明,鳞翅目昆虫的喙管上主要具有 6 种感器——锥形感器、刺形感器、栓锥形感器、腔锥形感器、丝状感器和钟形感器,其中前 3 种感器较为常见(Faucheux, 2013)。云南锦斑蛾喙管上仅有锥形感器和刺形感器,属于鳞翅目有喙亚目昆虫常见的感器类型(Zenker *et al.*, 2011; 薛爽, 2014; Xue and Hua, 2014; 谢佼昕, 2019)。在跗节上,云南锦斑蛾具有 5 类感器,多于核桃举肢蛾 *Atrijuglans hetaohei*(4 类)(刘桂湘等, 2018)和茶尺蠖(3 类)(Ma *et al.*, 2016),但是少于蓝桉尺蛾 *Mnesampela privata*(8 类)(Calas *et al.*,

2009)。因此,云南锦斑蛾是斑蛾科昆虫中首次报道喙管和跗节感器的昆虫,研究结果可为后续斑蛾科其他昆虫同类化感器官感器的鉴定和比较研究提供借鉴。

与大部分昆虫触角感器研究(尹姣等, 2004; Ma *et al.*, 2016; 唐丽萍等, 2016; Bawin *et al.*, 2017; Liu *et al.*, 2018; 尹宁娜等, 2019)类似,毛形感器是云南锦斑蛾触角上分布最广、数量最多的感器;其次是锥形感器和刺形感器。考虑到云南锦斑蛾成虫两性识别、寄主搜寻和定位、产卵和取食寄主识别等重要生命活动主要涉及到性信息素、植物气味、产卵引诱剂或驱避剂等的感受和识别,结合蛾类昆虫毛形感器、锥形感器和刺形感器的功能以及云南锦斑蛾触角上3种感器的数量,推测这些感器是云南锦斑蛾的主要嗅觉感器和机械感器,负责感受和识别外界环境中的气味和物理刺激。此外,云南锦斑蛾雌虫触角上的毛形感器较雌虫多,分析认为可能与雄虫需要寻找和定位雌虫有关,较多的毛形感器有利于提高择偶率。类似的结果在同科的竹斑蛾(唐丽萍等, 2016)和朱红毛斑蛾(Liu *et al.*, 2018)中也有发现,说明雄虫触角毛形感器较雌虫多可能是斑蛾科大部分昆虫的共有特征。在家蚕 *Bombyx mori* 中,单感器记录研究表明腔锥形感器中的神经元能够被醛类、醇类和萜烯类等植物气味激活,说明这种感器参与到家蚕寄主或非寄主植物挥发物的嗅觉感受和识别过程(Pophof, 1997)。云南锦斑蛾雌虫触角上的腔锥形感器数量多于雄虫,与苹果蠹蛾 *Cydia pomonella*(赵骁等, 2012)、香梨优斑螟 *Euzophera pyriella*(马涛等, 2013)、桃蛀螟 *Conogethes punctiferalis*(李倩等, 2014)和二点委夜蛾 *Athetis lepigone*(田彩红等, 2015)研究结果类似,说明这种感器可能参与到这里这些蛾类雌虫产卵寄主寻找等特定的生理活动。

鳞翅目昆虫的喙管是成虫获取营养物质的味觉器官,主要用于吮吸花蜜、果汁、动植物的腐烂汁液、泪液等(Krenn, 2010)。喙管的表面着生有不同类型的感器,具有感受机械刺激、蔗糖、乙醇等功能,例如小红蛱蝶 *Vanessa cardui* 喙管上的刺形感器可感受花的直径和花冠深度(Krenn, 1998);柑橘凤蝶 *Papilio xuthus* 喙管上的锥形感器能够感受蔗糖溶液(Inoue *et al.*, 2009);大红蛱蝶 *Vanessa indica* 和斐豹蛱蝶 *Argyreus hyperbius* 喙管上的栓锥形感器对乙醇敏感,说明该种感器中具有感受乙醇分子的味觉神经元(Ômura *et al.*, 2008)。云南锦斑蛾成虫主要

以吮吸花蜜为食,喙管上的锥形感器可能具有感受花蜜中糖类等化合物的作用,而刺形感器可能参与感知外界环境引起的机械刺激。与喙管功能类似,鳞翅目昆虫的跗节也主要具有味觉功能。电生理研究表明,蓝桉尺蛾和西方蜜蜂 *Apis mellifera* 的跗节感器能够感受糖类、盐、氨基酸或苦味化合物(Calas *et al.*, 2009; de Brito Sanchez *et al.*, 2014);棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 跗节上的9种感器对蔗糖、葡萄糖、果糖、麦芽糖、肌醇和20种常见氨基酸均有不同程度的反应,暗示这些感器在棉铃虫成虫的取食、产卵等生命活动中具有重要功能(Zhang *et al.*, 2010)。据此,推测云南锦斑蛾跗节上的感器也可能具有感受糖类、盐或氨基酸等化合物的作用。

参考文献 (References)

- Altner H, Loftus R, 1985. Ultrastructure and function of insect thermo- and hygroreceptors. *Annu. Rev. Entomol.*, 30: 273–295.
- Altner H, Prillinger L, 1980. Ultrastructure of invertebrate chemo-, thermo-, and hygroreceptors and its functional significance. *Int. Rev. Cytol.*, 67: 69–139.
- Bawin T, Collard F, De Backer L, Yarou BB, Compère P, Francis F, Verheggen FJ, 2017. Structure and distribution of the sensilla on the antennae of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Micron*, 496: 16–28.
- Calas D, Marion-Poll F, Steinbauer MJ, 2009. Tarsal taste sensilla of the autumn gum moth, *Mnesampela privata*: morphology and electrophysiological activity. *Entomol. Exp. Appl.*, 133(2): 186–192.
- Chang XQ, Zhang S, Lv L, Wang MQ, 2015. Insight into the ultrastructure of antennal sensilla of *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Insect Sci.*, 15(1): 124.
- de Brito Sanchez MG, Lorenzo E, Su S, Liu FJ, Zhan Y, Ciurfa M, 2014. The tarsal taste of honey bees: behavioral and electrophysiological analyses. *Front. Behav. Neurosci.*, 8: 25.
- den Otter CJ, Thomas G, 1979. Olfactory preference in insects: a synthesis of behaviour and electrophysiology. In: Kroeze JHA ed. *Preference Behaviour and Chemoreception*. Information Retrieval Limited, London. 171–182.
- Faucheux MJ, 2013. Sensillum types on the proboscis of the Lepidoptera: a review. *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, 49(1): 73–90.
- Hansson BS, Stensmyr MC, 2011. Evolution of insect olfaction. *Neuron*, 72: 698–711.
- Heppner JB, 2008. Butterflies and moths (Lepidoptera). In: Capinera JL ed. *Encyclopedia of Entomology*. Springer Netherlands, Dordrecht. 626–672.
- Huang SZ, Gong WC, Ma QY, Niu Y, Mei WL, Chen G, Zhao YX, 2013. Isolation and identification of cyanogenic glycosides from larval secretions of *Achelura yunnanensis* (Lepidoptera: Zygaenidae) and the bioactivity against *Tapinoma melanocephalum*

- (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Entomol. Sin.*, 56(2): 207 – 211. [黄圣卓, 公维昌, 马青云, 牛洋, 梅文莉, 陈高, 赵友兴, 2013. 云南锦斑蛾幼虫体分泌物氨基酸类成分的分离与鉴定及其对黑头酸臭蚁的生物活性. *昆虫学报*, 56(2): 207 – 211]
- Inoue TA, Asaoka K, Seta K, Imaeda D, Ozaki M, 2009. Sugar receptor response of the food-canal taste sensilla in a nectar-feeding swallowtail butterfly, *Papilio xuthus*. *Naturwissenschaften*, 96(3): 355 – 363.
- Jin ZR, Liu ZX, Chen XP, Liu HX, Yang SZ, Zhang JT, 2016. Antennae sensilla of *Trabala vishnou gigantina* observed with scanning electron microscope. *J. Chin. Electron Microsc. Soc.*, 35(3): 282 – 285. [靳泽荣, 刘志雄, 陈旭鹏, 刘红霞, 杨淑珍, 张金桐, 2016. 栎黄枯叶蛾触角感器的扫描电镜观察. *电子显微学报*, 35(3): 282 – 285]
- Krenn HW, 1998. Proboscis sensilla in *Vanessa cardui* (Nymphalidae, Lepidoptera): functional morphology and significance in flower-probing. *Zoomorphology*, 118: 23 – 30.
- Krenn HW, 2010. Feeding mechanisms of adult Lepidoptera: structure, function, and evolution of the mouthparts. *Annu. Rev. Entomol.*, 55: 307 – 327.
- Leal WS, 2013. Odorant reception in insects: roles of receptors, binding proteins, and degrading enzymes. *Annu. Rev. Entomol.*, 58: 373 – 391.
- Li Q, Zhang TT, Bai SX, He KL, Wang QY, Li YL, Wang ZY, 2014. Ultrastructure observation and electroantennogram response of *Conogethes punctiferalis* antennae to corn silk volatiles. *Plant Prot.*, 40(1): 70 – 76. [李倩, 张天涛, 白树雄, 何康来, 王勤英, 李云龙, 王振营, 2014. 桃蛀螟成虫触角超微结构观察及对玉米花丝挥发物的电生理反应. *植物保护*, 40(1): 70 – 76]
- Liu GX, Chen DD, Li L, Tang GH, 2018. Observations on the leg ultrastructure of *Atrijuglans hetaohei* Yang (Lepidoptera: Gelechioidea). *J. Northwest For. Univ.*, 33(3): 158 – 163, 218. [刘桂湘, 陈丹丹, 李莉, 唐光辉, 2018. 核桃举肢蛾成虫足超微结构观察. *西北林学院学报*, 33(3): 158 – 163, 218]
- Liu JX, Zhong GH, Chen XF, Hu LM, Hu MY, 2009. Ultrastructures of the sensilla of *Spodoptera litura*. *J. Southwest Univ. (Nat. Sci. Ed.)*, 31(6): 35 – 40. [刘金香, 钟国华, 陈新芳, 胡黎明, 胡美英, 2009. 斜纹夜蛾感受器超微形态特征. *西南大学学报(自然科学版)*, 31(6): 35 – 40]
- Liu JY, Zhang YJ, Huang ZY, Dong ZS, Duan YB, Lu W, Zheng XL, 2018. Ultrastructural observations of antennal sensilla in *Phauda flammans* Walker (Lepidoptera: Zygaenidae). *J. Entomol. Sci.*, 53(3): 281 – 294.
- Lopes O, Marques PC, Araujo J, 2005. The role of antennae in mate recognition in *Phoracantha semipunctata* (Coleoptera: Cerambycidae). *J. Insect Behav.*, 18(2): 243 – 257.
- Ma L, Bian L, Li ZQ, Cai XM, 2016. Ultrastructure of chemosensilla on antennae and tarsi of *Ectropis obliqua* (Lepidoptera: Geometridae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 109(4): 574 – 584.
- Ma RY, Du JW, 2000. Insects of antenna sensor. *Entomol. Knowl.*, 37(3): 179 – 183. [马瑞燕, 杜家纬, 2000. 昆虫的触角感器. *昆虫知识*, 37(3): 179 – 183]
- Ma T, Zhu XJ, Zhang M, Wen XJ, Li YZ, Li XW, Wang P, 2013. Ultrastructural observation of antennal sensilla of *Euzophera pyriella* (Lepidoptera: Pyralidae). *For. Res.*, 26(3): 274 – 280. [马涛, 朱雪姣, 张蒙, 温秀军, 李奕震, 李兴文, 王蓬, 2013. 库尔勒香梨斑螟触角感受器超微结构观察. *林业科学研究*, 26(3): 274 – 280]
- Merivee E, Ploomi A, Rahi M, Bresciani J, Ravn HP, Luik A, Sammelselg V, 2002. Antennal sensilla of the ground beetle *Bembidion properans* Steph. (Coleoptera, Carabidae). *Micron*, 33(5): 429 – 440.
- Ômura H, Honda K, Asaoka K, Inoue TA, 2008. Tolerance to fermentation products in sugar reception: gustatory adaptation of adult butterfly proboscis for feeding on rotting foods. *J. Comp. Physiol. A*, 194: 545 – 555.
- Owada M, Horie K, Xue D, 1999. Three new chalcosiine moths of the genus *Achelura* (Lepidoptera, Zygaenidae) from the northern Indo-Chinese Peninsula and southwestern China. *Tinea*, 16(1): 20 – 28.
- Pophof B, 1997. Olfactory responses recorded from sensilla coeloconica of the silkworm *Bombyx mori*. *Physiol. Entomol.*, 22(3): 239 – 248.
- Roh HS, Park KC, Oh HW, Park CG, 2016. Morphology and distribution of antennal sensilla of two tortricid moths, *Cydia pomonella* and *C. succedana* (Lepidoptera). *Microsc. Res. Tech.*, 79(11): 1069 – 1081.
- Rong CH, Wang SJ, Liu L, Yang F, Wu Y, Zhao SJ, Yan ZL, 2016. Toxicity test of 5 insecticides against *Achelura yunnanensis*. *J. West China For. Sci.*, 45(1): 142 – 144. [荣昌鹤, 王绍景, 刘凌, 杨帆, 邬琰, 赵声玖, 闫争亮, 2016. 5种杀虫剂对冬樱花云南锦斑蛾的毒力测定. *西部林业科学*, 45(1): 142 – 144]
- Rong CH, Wang SJ, Yang F, Wu Y, Zhao SJ, Liu L, Yan ZL, 2015. Spatial distribution patterns and sampling techniques of the *Achelura yunnanensis* Horie & Xue. *J. West China For. Sci.*, 161(6): 76 – 80. [荣昌鹤, 王绍景, 杨帆, 邬琰, 赵声玖, 刘凌, 闫争亮, 2015. 云南锦斑蛾幼虫空间分布型及抽样技术. *西部林业科学*, 161(6): 76 – 80]
- Schneider D, 1964. Insect antennae. *Annu. Rev. Entomol.*, 9: 103 – 122.
- Tang LP, Zhong ZY, Yang SH, Wen XJ, Sun ZH, 2016. The ultrastructure of antennal sensilla of *Artona funeralis* (Butler). *J. Hebei For. Sci. Technol.*, (5): 1 – 3. [唐丽萍, 钟真媛, 杨森煌, 温秀军, 孙朝晖, 2016. 竹斑蛾触角感器电镜扫描观察. *河北林业科技*, (5): 1 – 3]
- Tian CH, Wang Y, Feng HQ, Liu ST, Qiu F, Li GP, 2015. The ultrastructures of the antennal sensilla of *Athetis lepigone*. *Plant Prot.*, 41(1): 63 – 67. [田彩红, 王瑛, 封洪强, 刘顺通, 邱峰, 李国平, 2015. 二点委夜蛾触角感器的超微结构研究. *植物保护*, 41(1): 63 – 67]
- Tian MX, Rong CH, Bai B, Yang ZX, Liu P, 2018. Biological characteristics and occurrence patterns of *Achelura yunnanensis* (Lepidoptera: Zygaenidae) in Yunnan Province. *Plant Prot.*, 44(6): 191 – 194. [田茂寻, 荣昌鹤, 白冰, 杨振欣, 刘平,

2018. 云南锦斑蛾 *Achelura yunnanensis* 生物学特性及发生规律的初步研究. 植物保护, 44(6): 191 – 194]

Walters BD, Albert PJ, Zacharuk RY, 1998. Morphology and ultrastructure of sensilla on the proboscis of the adult spruce budworm, *Choristoneura fumifereana* (Clem.) (Lepidoptera: Tortricidae). *Can. J. Zool.*, 76(3): 466 – 479.

Wang N, Wei JS, Dang L, Wang JB, Hua BZ, 2012. Ultramorphology of sensilla on the proboscis in three noctuid moths (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomol. Sin.*, 55(7): 877 – 884. [王娜, 魏劲松, 党露, 王建波, 花保祯, 2012. 三种夜蛾成虫口器传感器的超微形态. 昆虫学报, 55(7): 877 – 884]

Xie JX, 2019. Structure and Gustatory Function of Proboscis of *Plutella xylostella* L. MSc Thesis, Shanxi Agricultural University, Jinzhong, Shanxi. [谢佼昕, 2019. 小菜蛾喙管的结构与味觉功能研究. 山西晋中: 山西农业大学硕士学位论文]

Xu W, Bi JR, Liu M, Zhang JH, Zhang YK, Zang LS, 2019. Ultrastructure of antennal sensilla of *Anacamptis populella* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Sci. Silv. Sin.*, 55(5): 95 – 103. [徐伟, 毕嘉瑞, 刘梅, 张吉辉, 张益恺, 臧连生, 2019. 杨背麦蛾(鳞翅目:麦蛾科)触角传感器的超微结构. 林业科学, 55(5): 95 – 103]

Xue S, 2014. Ultrastructure of Proboscis Sensilla in Noctuinae and Plusiinae (Lepidoptera: Noctuidae). MSc Thesis, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi. [薛爽, 2014. 夜蛾亚科和金翅夜蛾亚科喙管传感器超微形态研究(鳞翅目:夜蛾科). 陕西杨凌: 西北农林科技大学硕士学位论文]

Xue S, Hua BZ, 2014. Proboscis sensilla of the black cutworm *Agrotis ypsilon* (Rottemberg) (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Asia-Pac. Entomol.*, 17(3): 295 – 301.

Yang H, Yan SC, Li J, Gao LL, 2008a. Ultrastructure of antennal sensilla of the larch important shoot pest *Cydia zebeana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Sci. Silv. Sin.*, 44(2): 96 – 101, 174 – 175. [杨慧, 严善春, 李杰, 高璐璐, 2008a. 落叶松重要枝梢害虫松癭小卷蛾触角传感器的超微结构. 林业科学, 44(2): 96 – 101, 174 – 175]

Yang H, Yan SC, Peng L, 2008b. Chemosensilla and chemical sensory mechanisms in Lepidoptera. *Acta Entomol. Sin.*, 51(2): 204 – 215. [杨慧, 严善春, 彭璐, 2008b. 鳞翅目昆虫化学感受器及其感受机理新进展. 昆虫学报, 51(2): 204 – 215]

Yin J, Cao YZ, Luo LZ, Hu Y, 2004. Ultrastructure of the antennal sensilla of the meadow moth, *Loxostege sticticalis*. *Entomol. Knowl.*, 41(1): 56 – 59. [尹皎, 曹雅忠, 罗礼智, 胡毅, 2004. 草地螟触角化学感受器的电镜观察. 昆虫知识, 41(1): 56 – 59]

Yin NN, Zhao N, Liu NY, 2019. Morphological characteristics of *Rhaphuma horsfieldi* and ultrastructure of its antennae and tarsi. *J. Southwest For. Univ. (Nat. Sci.)*, 39(3): 132 – 140. [尹宁娜, 赵宁, 刘乃勇, 2019. 管纹艳虎天牛形态特征与触角及跗节的超微结构. 西南林业大学学报(自然科学), 39(3): 132 – 140]

Zenker MM, Penz C, de Paris M, Specht A, 2011. Proboscis morphology and its relationship to feeding habits in noctuid moths. *J. Insect Sci.*, 11: 42.

Zhang J, Liu CC, Yan SW, Liu Y, Guo MB, Dong SL, Wang GR, 2013. An odorant receptor from the common cutworm (*Spodoptera litura*) exclusively tuned to the important plant volatile *cis*-3-hexenyl acetate. *Insect Mol. Biol.*, 22(4): 424 – 432.

Zhang YF, van Loon JJA, Wang CZ, 2010. Tarsal taste neuron activity and proboscis extension reflex in response to sugars and amino acids in *Helicoverpa armigera* (Hübner). *J. Exp. Biol.*, 213(16): 2889.

Zhao X, Zhang YL, Feng JN, 2012. Ultrastructural observation on antennal sensilla of the adult codling moth, *Cydia pomonella* (L.) (Lepidoptera: Tortricidae). *J. Northwest A&F Univ. (Nat. Sci. Ed.)*, 40(11): 119 – 124. [赵骁, 张雅林, 冯纪年, 2012. 苹果蠹蛾成虫触角传感器的超微结构观察. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 40(11): 119 – 124]

(责任编辑: 赵利辉)